Zur Entwickelungsgeschichte der Krystallzellen im Blatte von Citrus

von

Hermann Ritter v. Guttenberg.

Aus dem botanischen Institut der Universität Graz.

(Mit 1 Doppeltafel und 2 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 20. November 1902.)

Das zahlreiche Vorkommen von Kalkoxalat-Einzelkrystallen in den Blättern verschiedener *Citrus*-Arten wurde zuerst durch die Untersuchungen Payen's (1) bekannt. Dieser fand bereits, dass die genannten Krystalle von einem Cellulosehäutchen umgeben sind, welchem er den Namen »tissu spécial« gab. Bezüglich der Vertheilung der Krystalle im Blatte schreibt er u. a.; »On les voit encore dans des cellules agrandies, adhérentes, en général, à l'epiderme de la face superieure«.

Das Verschmelzen der Krystallhülle mit der Membran der Krystallzelle war der Beobachtung Payen's entgangen und wird zum erstenmale von Schacht (2) erwähnt und abgebildet. Dieser äußert sich darüber im Anschlusse an seine Arbeit über die Cystolithen folgendermaßen: »Bei *Citrus vulgaris* sehen wir sowohl unmittelbar unter der Oberhaut, namentlich der oberen, keine Spaltöffnungen führende Seite, als auch im Inneren des Blattgewebes und dann wiederum häufiger in der Nähe der Gefäßbündel, also in der Umgebung der größeren und der kleineren Blattnerven, Zellen, welche einen einzigen, sehr schön ausgebildeten Krystall umschließen, der in vielen Fällen gewissermaßen auf einer Zellstoffsäule ruht, häufiger jedoch in einer nur längs der einen Hälfte der Zellwand erfolgten Zellstoffablagerung wie eingebettet liegt.«

Schacht erwähnt hier also besonders die »unmittelbar unter der Oberhaut, besonders der oberen« gelegenen Krystallzellen, welche den »*cellules agrandies*« Payen's entsprechen. Diese zeichnen sich in der That durch eine sehr auffallende charakteristische Ausbildung aus und wurden als ein interessantes und lehrreiches Object zu wiederholtenmalen untersucht und besprochen. Umso auffallender musste es erscheinen, dass gerade bezüglich des Ursprungs dieser Zellen in der Literatur einander völlig widersprechende Angaben sich vorfinden. Während nämlich Pfitzer (3) auf Grund einer eingehenden Untersuchung die Zellen als subepidermalen Ursprungs bezeichnet und Wittlin (4) diese Angabe bestätigt, werden dieselben in den Arbeiten von Kohl (5) und Solereder (6) kurzweg für Epidermiszellen erklärt. Da den beiden letztgenannten Autoren die Untersuchungen Pfitzer's bekannt waren und sie sich (besonders Kohl, l. c., S. 90) ausdrücklich auf dieselben berufen, erschien der Widerspruch umso befremdender und gab mir — auf Anregung Herrn Professors Dr. G. Haberlandt — Veranlassung zu der vorliegenden Arbeit. Bevor ich aber auf die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen zu sprechen komme, will ich die in den Arbeiten der genannten Autoren ausgesprochenen Ansichten, soweit sie sich auf die aufgeworfene Frage beziehen, im Wortlaute wiedergeben.

Am eingehendsten beschäftigte sich mit dem Objecte, wie erwähnt, Pfitzer, und zwar hauptsächlich mit Rücksicht auf das Entstehen der Krystalle, sowie deren Einbettung in die Membran der Krystallzelle. Er knüpft zunächst an die Beobachtungen Schacht's an und ergänzt sie in folgender Weise: »Das Vorkommen der Krystalle ist zunächst nicht auf die Blätter beschränkt, sondern sie finden sich in etwas anderer Weise auch im Blattstiel, in der primären Rinde, im Mark, wie in der Umgebung der Bastbündel des Stammes, fehlen auch in dem Parenchym der Früchte nicht. Was die Blätter betrifft, so gehören die krystallführenden Zellen der Oberseite der der Epidermis angrenzenden Lage des zweischichtigen Pallisadenparenchyms an, zeichnen sich aber bei gleicher Erstreckung senkrecht zur Blattfläche durch einen um etwa das Vierfache

größeren tangentialen Durchmesser aus, sowie dadurch, dass sie nach außen in die Begrenzung der Epidermis hinein vorspringen. Auch führen sie kein Chlorophyll, sondern nur wenig Plasma und farblose Flüssigkeit. Die starke Wandverdickung, welcher der Krystall eingebettet ist, liegt stets auf der dem Blattinneren zugewandten Seite der Zelle und rückt nur selten ein wenig nach einer der Seitenflächen hinauf. Sie füllt als solide Masse etwa die Hälfte des Zellraumes aus und überzieht, sich verjüngend, den mit seiner unteren Hälfte in sie eingesenkten Krystall auch an seinem nach außen gewandten Ende als zarte, aber ununterbrochene Schicht, wie namentlich sehr dünne Schnitte, nachdem die Krystalle herausgefallen sind, dickere nach Anwendung von Salzsäure zeigen.« Etwas später heißt es dann: »Die Krystalle, welche in der der unteren Epidermis nächsten Schichte des Schwammparenchyms vorkommen, verhalten sich ebenso wie die oben beschriebenen, sind aber weniger zahlreich und nicht so groß und regelmäßig ausgebildet.«

Nun folgen noch Angaben über das Vorkommen der Krystalle im Blattstiel, Rinde und Mark und schließlich eine Besprechung der Entwickelungsgeschichte, welche Pfitzer an den Blättern von *Citrus vulgaris* untersuchte. In dieser erklärt er nochmals, dass die Krystalle »im Plasma des Pallisadenparenchyms« entstehen, ferner, dass dieselben bereits zu der Zeit, wo sie sich noch frei im Zell-Lumen befinden, von einer Cellulosehülle umgeben sind, welche schließlich mit der Membran der Krystallzelle verschmilzt.

Wittlin kam durch seine Untersuchungen ebenfalls zu dem Ergebnis, dass die Krystalle »eigene Zellen in der obersten Pallisadenschichte ausfüllen«. Dagegen äußert er sich über die Bildung der Krystallhüllen folgendermaßen: »Die Oxalathüllen haben bei *Citrus* nicht im Inneren der Zelle ihren Ausgangspunkt, sie bilden sich vielmehr von den Zellmembranen aus und sind richtige Zellwand-Ausstülpungen, die, den Krystall umfassend, zu einer für *Citrus* charakteristischen Tasche werden.«

Während Pfitzer und Wittlin die Entstehung der Krystalle im Blatte selbst beobachteten, untersuchte Kohl deren

Entstehung im Grundgewebe des Blattstieles. Er fand dabei wie Pfitzer die noch freien Krystalle von einer Membran umgeben. Was die Krystallzellen der Blätter betrifft, so bildet er dieselben für *Citrus sinensis* und *Citrus decumana* ab, ohne sich zunächst über ihre Zugehörigkeit zu äußern. Später aber (S. 90 bis 91) wo er sich gegen die von Wakker (7) aufgestellte Behauptung, dass die Krystalle ausschließlich in todten Zellen entstünden, wendet, finden wir den Satz: »Hält denn Wakker die Epidermiszellen von *Citrus*-Arten wirklich für todt zu der Zeit, in welcher sie erfahrungsgemäß die Cellulosehüllen producieren?«, und einige Zeilen später: »Ohne Plasma keine Cellulosebildung, also wo Cellulosebildung nachzuweisen (wie in der Epidermis von *Citrus* etc.), da lebendes Plasma«.

Dieser Ansicht, dass es sich thatsächlich um Epidermiszellen handle, schließt sich auch Solereder an mit den Worten: »Einzelkrystalle finden sich bei *Citrus* in Begleitung des Nervensklerenchyms, sowie in besonders gestalteten größeren Epidermiszellen (des Blattes), welche mit einem ganz kleinen Theile an der Bildung der Außenwand der Epidermis theilnehmen, dafür aber mit ihrem unteren Theile etwas in das Assimilationsgewebe des Blattes eindringen. In diesen Epidermiszellen sind die Krystalle in die stark verdickte innere Membran eingebettet.«

Wie aus dem Vorhergehenden zu entnehmen ist, wendeten alle genannten Autoren ihre Aufmerksamkeit größtentheils oder ausschließlich der Ausbildung und späteren Einbettung der Krystalle zu, ohne darüber Aufschluss zu geben, wie die Krystallzellen in ihre endgiltige Lage gelangen. In dieser ragen sie mit ihrer oberen Hälfte in die Epidermis, während ihr unterer Theil von Pallisadenzellen begrenzt wird (Fig. 5), so dass es thatsächlich in diesem Zustande nicht möglich ist, zu entscheiden, welcher der beiden Schichten sie ihrer Entstehung nach angehören. Es war daher nothwendig, durch ein nochmaliges Verfolgen der Entwickelungsgeschichte zunächst die Frage der Zugehörigkeit der Krystallzellen zu entscheiden, dann aber jene Wachsthumsvorgänge darzulegen, aus welchen deren schließliche Lage resultiert.

Ich untersuchte zunächst junge Blätter eines Bäumchens von *Citrus medica*. Wie schon Pfitzer erwähnt, treten die Krystalle erst relativ spät auf. Ich fand die ersten Spuren derselben in 3 bis 4 *cm* langen Blättern. In diesen besitzen die 3 bis 4 äußersten Zellschichten der Ober- und Unterseite noch einen sehr regelmäßigen Bau, indem die Zellen jeder Reihe mit denen der angrenzenden alternieren. Hier findet man nun in der obersten Schichte des späteren Pallisadengewebes einerseits und der äußersten, das ist morphologisch untersten Schichte des Schwammparenchyms andererseits einzelne etwas größere, chlorophyllarme Zellen, in welchen die Krystalle entstehen. Diese erscheinen anfänglich als stark lichtbrechende Körnchen, lassen aber bald die Krystallform deutlich erkennen (Fig. 1). Nach meinen Beobachtungen sind sie entgegen den Angaben Pfitzer's und Kohl's schon sehr frühzeitig von einer Membran umgeben. Diese umzieht die Krystalle als eine unscharf begrenzte doppelte Contour, innerhalb welcher der scharfkantige Krystall deutlich zu erkennen ist. Dass es sich thatsächlich um eine feste Hülle handelt, geht daraus hervor, dass sie auch dann, wenn der Krystall aus der Zelle herausgefallen ist, an diesem noch erkannt werden kann, dass ferner die Krystalle der Lösung durch Salzsäure ziemlich lange widerstehen und, wenn diese erfolgt ist, die Hülle erhalten bleibt. Letzteres konnte ich bereits an einem circa 5 μ großen Krystall beobachten. Eine Färbung der Membran gelang mir in diesem Alter allerdings noch nicht, eine deutliche Cellulosereaction geben erst die Hüllen größerer Krystalle. Jedenfalls aber besitzen die Krystalle eine Cellulosehülle schon zu der Zeit, wo sie sich noch frei im Zell-Lumen befinden, und erhalten sie nicht erst, wie Wittlin behauptet, bei ihrer Verschmelzung mit der Membran der Krystallzelle. Erwähnen möchte ich noch, dass die Kerne der Krystallzellen, welche in diesem Alter durch Färbung mit Boraxcarmin oder Hämatoxylin leicht ersichtlich gemacht werden können, meist in unmittelbarer Nähe der Krystalle liegen, so dass ihre Betheiligung an der Bildung der Krystallhülle nicht unwahrscheinlich ist.

Aus dem früher Gesagten ergibt sich, dass die Krystallzellen der Epidermis thatsächlich nicht angehören, sondern

subepidermal entstehen. Nun aber fragt es sich, wie die Bilder zustande kommen, welche uns der Querschnitt durch ein ausgewachsenes Blatt zeigt und welche den Anlass dazu gaben, die krystallführenden Zellen für Epidermiszellen zu halten. In dieser Hinsicht will ich zuerst die Verhältnisse, wie sie sich bei Betrachtung successiv älterer Entwickelungsstadien zeigen, beschreiben und hierauf die sich hiebei abspielenden Wachsthumsvorgänge auch theoretisch näher erörtern. Zunächst sieht man (Fig. 2), wie die Krystallzellen allseits an Umfang zunehmen und sich in ihrer unteren Hälfte zu verdicken beginnen. Gleichzeitig gehen an der Blattoberseite — und diese wollen wir zunächst ins Auge fassen — diejenigen Zellen der obersten Pallisadenreihe, welche sich nicht zu Krystallzellen differenzieren, sowie die Zellen der nächstfolgenden Reihe mit wenigen Ausnahmen eine nochmalige Theilung ein, wodurch sie erst die typische Pallisadenform erlangen (Fig. 3).

Radiale Theilungen in der Epidermis scheinen nur vereinzelt vorzukommen. Die Krystallzellen, welche sich jetzt durch ihre relative Größe leicht erkennen lassen, beginnen nun in ihrer oberen Hälfte lebhaft zu wachsen und sich keilförmig zwischen die darüberliegenden Zellen der Epidermis einzudrängen, so dass sie schließlich deren Außenwand erreichen (Fig. 4). Mit diesem Längenwachsthum geht — wie wir später sehen werden, nothwendigerweise — ein ausgiebiges Breitenwachsthum der Zelle Hand in Hand. Die Verdickung schreitet dabei in dem an das Pallisadengewebe grenzenden Theile rasch fort und ist an den Seiten der Zelle deutlich stärker als am Grunde. Die volle Zahl der Krystallzellen findet sich erst in jenen Blättern, welche ihr Flächenwachsthum bereits beendet haben, sich jedoch durch ihre hellere Färbung und größere Zartheit von den älteren Blättern unterscheiden. In ihnen findet man oft alle Stadien der Entwickelung nebeneinander, so dass sie sich zur Untersuchung besonders eignen. Die in ihrer Entwickelung am meisten vorgeschrittenen Krystallzellen zeigen uns bereits ähnliche Verhältnisse wie im ausgebildeten Blatte. Die Verdickung bleibt auf die untere Zellhälfte beschränkt, ist hier aber nicht gleichmäßig, sondern zeigt sich am Querschnitt

in Form zweier seitlicher Polster, was einem Ringwulst an der Zellwand entspricht. Durch diesen wird augenscheinlich, wie auch Pfitzer vermuthet, der bisher unbestimmt in der Zelle gelagerte Krystall in jene Stellung gebracht, welche für das ausgebildete Blatt die Regel ist, wo er nämlich mit seiner Längsachse zur Blattfläche senkrecht steht. Nun erfolgt das Verschmelzen der Krystallhülle mit der Zellmembran, und zwar meist derart, dass der Krystall mit einer seiner unteren Seitenflächen sich an den Wulst anlegt (Fig. 5), seltener so, dass er mit der unteren Kante (im optischen Querschnitt: Spitze) mit einem der Polster verwächst (Fig. 6). In beiden Fällen aber unterbleibt an einer Stelle die Verwachsung, und zwar derart, dass unterhalb des Krystalles eine Lücke erhalten bleibt, welche mit dem ober dem Krystall befindlichen Lumen durch einen schmalen Canal in Verbindung steht. Diese Verbindung ist auch in den ältesten Blättern stets vorhanden. Von der erwähnten Lücke nun strahlen in geringer Anzahl (ich konnte bis 5 beobachten) Plasmazipfel nach abwärts aus, welche, wie man besonders nach Quellung mit Schwefelsäure und Färbung mit Pikrin-Anilinblau deutlich sieht, fast bis an die Membranen der angrenzenden Pallisadenzellen reichen (Fig. 5). Jedenfalls handelt es sich hier um eine Einrichtung, welche den Stoffverkehr zwischen der Krystallzelle und ihren Nachbarzellen erleichtert und als Tüpfelbildung bezeichnet werden kann. Dass die Membranverdickung, wie Pfitzer für *Citrus vulgaris* angibt, als »solide Masse« die untere Zellhälfte erfülle, konnte ich auch an den ältesten Blättern dieser Species nie beobachten. Es findet sich hier vielmehr ebenfalls eine Lücke und in dieser sehr häufig der Zellkern, was bei *Citrus medica* nicht der Fall zu sein scheint (Fig. 15).

Während nun, wie wir gesehen haben, die Verdickung in der unteren Hälfte der Zelle eine ausgiebige ist, bleibt die Membran von der Stelle an, wo sie an die Epidermis zu grenzen beginnt, völlig unverdickt. Die Gestalt dieser oberen Zellhälfte ist in den einzelnen Fällen ziemlich verschieden, indem sie durch den Grad des Vordringens der Krystallzelle selbst, sowie durch die Verhältnisse, welche die über ihr liegenden Epidermiszellen zeigen, beeinflusst wird. In der Mehrzahl der Fälle

stellen die Krystallzellen ihr Wachsthum ein, wenn sie die Höhe der Außenwand der Epidermiszellen erreicht haben, und erscheinen dann in ihrer oberen Hälfte dachförmig zugespitzt. Nicht selten aber findet dann noch eine Verbreiterung der Zellen in ihrem oberen Ende statt, so dass sie sich thatsächlich an der Bildung der Außenwand betheiligen. Betrachtet man zarte Oberflächenschnitte, besonders nach Lösung der Krystalle in Salzsäure, so sieht man zwischen den Zellen der Epidermis die Endflächen der Krystallzellen. Je nachdem sich diese zwischen zwei, drei oder, was ich nur in sehr wenig Fällen beobachten konnte, zwischen vier Epidermiszellen eingeschoben haben, zeigen sie an der Oberfläche die Gestalt von Zwei-, Drei- oder Vierecken (Fig. 7 und 8). Es liegt hier also der interessante Fall vor, dass subepidermal entstandene Zellen im Laufe ihrer Entwickelung eine Lage einnehmen, welche berechtigt, sie als Epidermiszellen im topographischen Sinne des Wortes zu bezeichnen. Endlich finden sich Fälle, in welchen, ob durch frühzeitige Verschiebungen oder durch Theilungsvorgänge konnte ich nicht entscheiden, eine Krystallzelle direct unter eine Epidermiszelle zu liegen kommt; es kann dann das früher beschriebene keilförmige Vordringen natürlich nicht stattfinden, und die Krystallzelle bleibt dauernd von der Epidermis überdeckt (Fig. 9).

Alle im Vorhergehenden geschilderten Vorgänge können nur solange stattfinden, als die Blätter ihr Wachsthum noch nicht ganz beendet haben. Dieses findet nun seinen Abschluss durch die endgiltige Ausbildung der mechanischen Elemente und ein Wachsthum des Blattes senkrecht zu seiner Fläche. An diesem betheiligen sich besonders die Zellen des Pallisadengewebes, welche sich ausgiebig verlängern. Da aber die Krystallzellen an diesem Längenwachsthum nicht oder nur sehr wenig Antheil nehmen, wachsen die ihnen seitlich anliegenden Pallisadenzellen über sie hinaus gegen das Blattinnere zu, so dass sie die Krystallzellen um ein beträchtliches Stück, oft um ihre halbe Länge überragen. Soll der Gewebeverband nicht zerrissen werden, so müssen die unter der Krystallzelle befindlichen Pallisadenzellen der zweiten Reihe eine ebensogroße Streckung nach aufwärts erfahren. Diese

findet thatsächlich statt, und es ergeben sich daraus Bilder, wie sie die Figuren 5 und 10 zeigen. Die Krystallzellen erleiden in ihrer Lage keine Veränderung mehr. Die Verdickung in ihrem Innern nimmt noch eine zeitlang zu, führt aber, wie erwähnt, nie zu einer gänzlichen Ausfüllung der unteren Zellhälfte.

Die Verhältnisse an der Blattunterseite sind von denen der Oberseite nicht wesentlich verschieden. Die dem Schwammparenchym angehörenden Krystallzellen dringen in ähnlicher Weise zwischen die Zellen der unteren Epidermis ein und nehmen sehr oft und deutlich an der Bildung der Oberfläche theil. Die Verdickung findet in dem an die Zellen des Schwammparenchyms angrenzenden Theile statt, aber auch hier bleibt eine dünnere Wandpartie erhalten. An Zahl und Größe stehen die Krystallzellen der Unterseite gegen die der Oberseite bedeutend zurück.

Es steht außer allem Zweifel, dass es sich bei den geschilderten Entwickelungsvorgängen um ein selbständiges Wachsthum einzelner Zellen im Gewebeverbande handelt, wie es für die Bastzellen schon von Schacht, Schleiden und Unger angenommen und später von Haberlandt (8) bewiesen und genauer untersucht wurde. Diesen Vorgang bezeichnete dann Krabbe (9) als »gleitendes Wachsthum« und zeigte, dass er auch bei der Bildung der Gefäße, Siebröhren und Tracheiden eine wichtige Rolle spiele. Krabbe äußert sich darüber in der Einleitung seines Werkes, wie folgt: »Es findet sich aber bei den Gefäßpflanzen noch ein anderer mit Gleiten verbundener Wachsthumsprocess, der, streng genommen, von der Verzweigung der Zellen (nämlich der ungegliederten Milchsaftgefäße) getrennt werden muss. Dies ist dasjenige gleitende Wachsthum, welches überall dann eintritt, wenn sich in einem durch Zelltheilung entstandenen Gewebe die einzelnen Elemente zu vergrößern suchen, und zwar so, dass ihre ursprüngliche Anordnung nicht bestehen bleiben kann. Es handelt sich hier um ein selbständiges, respective Eigenwachsthum von Gewebeelementen, welches bestimmte Verschiebungen und Formveränderungen im Gefolge hat.« Ein solches Eigenwachsthum zeigen die Krystallzellen im Blatte von *Citrus* in ausgesprochener Weise: sie wachsen mit ihrem oberen Theile in

die Epidermis, indem sie die Trennungswand der über ihnen liegenden Epidermiszellen spalten und mit ihren Zellwänden auf denen der angrenzenden Zellen gleiten. Es ist dabei für das Endergebnis ganz gleichgiltig, ob sich das Wachsthum auf die Spitze der Krystallzelle beschränkt oder ob es in den ganzen oberen Flächen stattfindet. Es müssen also ebenso, wie dies Krabbe für die jugendlichen Gefäße und deren Nachbarzellen angibt, die Wände *a b* und *c d* der Fig. 5, »obgleich sie unter dem Mikroskope homogen erscheinen, aus zwei Lamellen oder Schichten bestehen«, von denen eine der Krystallzelle, die andere der Epidermiszelle angehört. Das Eindringen der Krystallzellen in die Epidermis hat nothwendigerweise noch andere Zellverschiebungen im Gefolge. Diese lassen sich am leichtesten erkennen, wenn wir die Verhältnisse ganz im Anschluss an Krabbe an einer Construction betrachten, welche das Zellbild schematisch darstellt. Es seien in der Textfig. 1 die Reihen I, II und III die obersten drei Zellreihen eines jugendlichen Blattes. Sollen die Punkte *i* und *o* der Krystall-

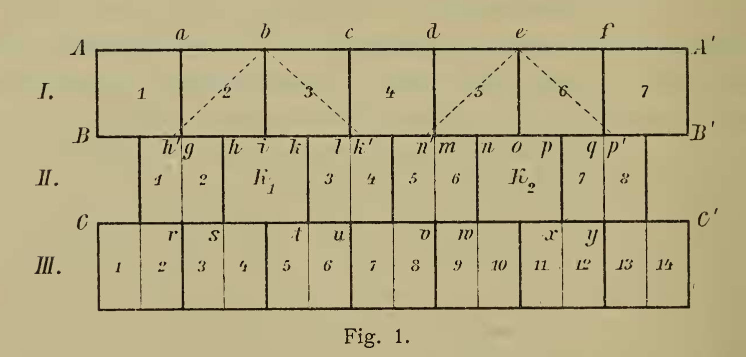


Fig. 1.

zellen K_1 und K_2 nach *b* und *e* gelangen, indem sich diese zwischen die Zellen 2, 3, respective 5, 6 der Reihe I keilförmig einschieben, so müssen die Wände $h\,i + i\,b$, $i\,b + i\,k$ und ebenso die Wände $n\,o + o\,e$ und $o\,e + o\,p$ zu Geraden werden, vorausgesetzt, dass weder eine Verkürzung, respective Verdickung, noch eine Faltung der genannten Wände eintritt, was thatsächlich nicht zu beobachten ist. Hiebei wurde ferner angenommen, dass die Höhe der Epidermiszellen im ausgewachsenen Blatte nicht größer ist als im jugendlichen. Es ist dies freilich

nur annähernd richtig, immerhin beträgt der Höhenunterschied im Durchschnitt nur 2·5 μ und kommt daher kaum in Betracht. Um nun zu finden, wo die Krystallzelle, nachdem sie den Punkt b, beziehungsweise e erreicht hat, die Gerade BB' trifft, müssen wir die früher genannten Strecken $hi + ib$, $ib + ik$ etc. in den Zirkel nehmen und damit von den Punkten b und e aus die Gerade BB' schneiden. Verbinden wir nun die so erhaltenen Punkte $h'k'$ und $n'p'$ mit b und e, so zeigen uns die Verbindungslinien die endgiltige Lage der oberen Wände der Krystallzellen. Daraus ersieht man sofort, dass das Vordringen der Krystallzellen in die Epidermis mit einem starken Breitenwachsthum derselben verbunden sein muss. Es werden dabei die Pallisadenzellen 2, 3 und 6, 7 der Reihe II nach rechts und links verschoben, ebenso aber auch die an sie angrenzenden Wandstücke gh, kl, respective mn, pq der Epidermiszellen 2, 3, 6 und 7, so dass hier der ursprüngliche Zusammenhang nicht gestört zu werden braucht. Soll dabei aber die senkrechte Stellung der Wände ga, lc, md und qf erhalten bleiben, so müssen die Wände ab, bc, de und ef um die Strecken hh', kk' etc., d. i. um etwas mehr als die Breite einer Pallisadenzelle, in der Richtung AA' wachsen. Die Wände hs, kt, respective nw, px der Krystallzellen besitzen in ihrer endgiltigen Ausbildung meist keine ganz senkrechte Stellung, sondern convergieren etwas gegen das Blattinnere zu. Es erreichen daher die Wände st und wx die Länge der Strecken $h'k'$ und $n'p'$ nicht ganz, erfahren aber doch eine bemerkenswerte Streckung in der Richtung CC'.

Wir haben bisher der Einfachheit halber angenommen, dass die Pallisadenzellen durch eine genau mediane Theilung ihrer Mutterzellen entstehen. In Wirklichkeit ist das nur selten der Fall, gewöhnlich werden die Theilungswände in mehr oder minder schräger Richtung ausgebildet. Besonders häufig findet dies unter den Krystallzellen statt, und zwar derart, dass die Theilungswände gegen die Krystallzelle convergieren, was zur Folge hat, dass diese nicht an zwei, sondern an vier Zellen der zweiten Pallisadenreihe grenzt (Fig. 4). Dieses charakteristische Verhältnis ist also oft schon anfänglich vorhanden, in vielen Fällen aber, nämlich dort, wo die Theilungen der Palli-

sadenzellen nahezu senkrecht erfolgten oder wo die Theilungswände gegen die Krystallzelle divergieren, kommt es erst im Laufe der Entwickelung zustande. Während sich nämlich die Krystallzelle verbreitert, tritt das schon früher erwähnte Längenwachsthum der Pallisadenzellen ein, wobei die den Krystallzellen seitlich anliegenden Pallisadenzellen (die Zellen 2, 3 und 6, 7 der Reihe II unseres Schemas) über die unter ihnen liegenden Pallisadenzellen (die Zellen 3, 6, 9 und 12 der Reihe III) nach abwärts gleiten. Es findet dies derart statt, dass die obere Zelle, z. B. die Zelle 2, in der Kante *r* zu wachsen beginnt, wobei es zu einer Schiefstellung der Wand *r s* kommt. Diese muss aus zwei Lamellen bestehen, welche aufeinander gleiten; denn während die Zelle 2 nach abwärts wächst, wird sie durch das tangentiale Wachsthum der Krystallzelle etwas seitwärts gedrängt und die Zelle 3 (Reihe III) verbreitert sich, nach aufwärts wachsend, in ihrer Kante *s* zu einer Fläche, mit welcher sie nun an die Krystallzelle grenzt. Die zweite schematische Construction (Textfig. 2) soll annähernd die aus den geschilderten Vorgängen resultierenden Lageverhältnisse der Zellen darstellen. Wie daraus ersehen werden kann, findet auch eine Abplattung der Zellen 2, 3 und 6, 7 der Reihe II statt, indem ihre ursprünglichen Kanten *r*, *u*, *v* und *y* zu Flächen werden (so *r* zu *rr'* u. s. w) und an der allgemeinen Verzahnung der beiden Pallisadenreihen theilnehmen. Die Streckung und das Übereinandergreifen der Pallisadenzellen kann schließlich so weit führen, dass die anfänglich horizontalen Berührungsflächen *rs*, *tu* etc. eine verticale Stellung einnehmen und das Zwei- bis Dreifache ihrer ursprünglichen Länge erreichen.

Wie wir gesehen haben, kommt es in der Regel dazu, dass die Krystallzellen mit ihrer unteren Hälfte im Querschnitt an vier Zellen der zweiten Pallisadenreihe grenzen. Finden sich ausnahmsweise nur zwei oder drei Zellen, so spricht schon die größere Breite derselben dafür, dass hier die normalen Theilungen unterblieben sind. Manchmal trifft man auch fünf und mehr Pallisadenzellen unter einer Krystallzelle. In diesem Falle handelt es sich wahrscheinlich nicht um nochmalige Theilungen, sondern darum, dass infolge besonders lebhaften tangentialen Wachsthums der Krystallzelle noch weitere Zellen

der zweiten Pallisadenreihe von den herabwachsenden Zellen der ersten Reihe eingeschlossen wurden, welche sich später in der früher besprochenen Weise an die Krystallzellen anlegen.

Wie die Construction Fig. 2 zeigt, ist es eine nothwendige Folge der Lageveränderungen, welche die unter den Krystallzellen befindlichen Pallisadenzellen erleiden, dass zwischen zwei in einer Ebene liegenden Krystallzellen die Zahl der Pallisadenzellen der Reihe II die der normal entwickelten Pallisadenzellen der Reihe III stets um zwei übertrifft. Wie man sich durch Zählungen leicht überzeugen kann, findet dies in Wirklichkeit sehr regelmäßig statt (Fig. 10), wenn auch Ausnahmsfälle natürlich nicht fehlen. Ferner können dort, wo zwei Krystallzellen unmittelbar aneinander grenzen, aus leicht ersichtlichen Gründen nur je drei Pallisadenzellen im Querschnitte unter den Krystallzellen liegen, und auch das ist in der großen Mehrzahl der Fälle wirklich zu beobachten.

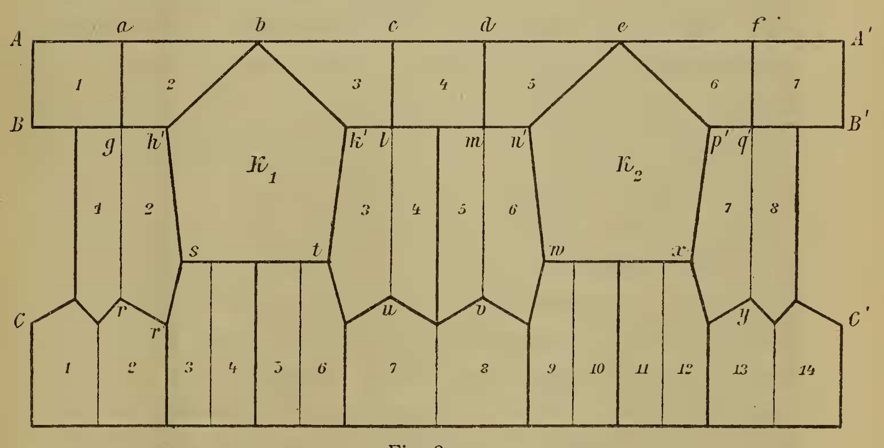


Fig. 2.

Selbstverständlich finden die Zellverschiebungen im Blatte individueller Abänderungen halber nicht immer mit jener Regelmäßigkeit statt, wie sie die Construction zeigt. Wir haben ferner die Verhältnisse nur am Querschnitte betrachtet, während es sich in Wirklichkeit um Vorgänge handelt, welche sich im Raume abspielen. In dieser Hinsicht möchte ich nur bemerken, dass die Krystallzellen auf Oberflächenschnitten in ihrem an die Pallisadenzellen grenzenden Theile nahezu kreisrund

erscheinen; es dürften also hier die Verschiebungen nach allen Richtungen in ziemlich gleicher Weise erfolgen. Daraus aber, dass die Krystallzellen mit ihrem oberen Theile zwischen zwei, drei oder vier Epidermiszellen eindringen, demnach 1 bis 4 Wände der Epidermis spalten, ergeben sich große Verschiedenheiten, was zur Folge hat, dass die Verhältnisse im Tangentialschnitte geringe Regelmäßigkeit zeigen.

Endlich bleibt noch eine Frage zu beantworten: Wie erfolgt die Ausbreitung der Krystallzellen an der Außenwand der Epidermis, respective: wie weit geht die durch die Krystallzelle hervorgerufene Spaltung der radialen Scheidewand der benachbarten Epidermiszellen? Aufschluss darüber erhält man sofort, wenn man dünne Querschnitte mit Chlorzinkjod behandelt. Man sieht dann deutlich, dass die Außenwände von einer sich gelb färbenden, nach außen zu rauhen Cuticula überzogen sind, auf welche die braungefärbten Cuticularschichten folgen. Diese sind an den Zellgrenzen mit zahlreichen kleinen Zäpfchen versehen, welche nach abwärts in die zu innerst liegende zarte Celluloselamelle vorspringen; diese selbst setzt sich in die Scheidewände der Epidermiszellen fort. Sobald nun die Spaltung der letzteren beendet ist, findet die Ausbreitung der Krystallzelle in ihrem oberen Ende derart statt, dass sie die Celluloselamelle von den Cuticularschichten trennt und an deren Stelle ihre eigene Membran anlegt (Fig. 11). Dieser Vorgang findet in einem Alter des Blattes statt, in welchem die Epidermis-Außenwände noch Wachsthumsfähigkeit besitzen, ferner die Zäpfchen der Cuticularschichten zwar bereits angelegt, aber noch nicht ausgebildet sind. Es ist nun interessant, zu beobachten, dass dort, wo durch eine Krystallzelle die Abspaltung der Celluloselamelle erfolgte, nicht wie sonst eine Reihe größerer Zäpfchen, sondern schmale Leisten oder sehr kleine Wärzchen in unregelmäßiger Anordnung zur Ausbildung kommen. Die Krystallzelle ist also imstande, eine Einwirkung auf die Außenwände auszuüben, welche den beiden, respective drei oder vier ihr angrenzenden Epidermiszellen angehören: sie spaltet die Celluloselamelle ab und beeinflusst die Ausbildung der Cuticularzäpfchen. Diese Verhältnisse beobachtet man am besten an Oberflächenschnitten, welche mit Salzsäure und Chlorzink-

jod behandelt wurden (Fig. 12 *a* und *b*). Das erste Auftreten der Zäpfchen lässt sich am besten durch Behandlung mit Schwefelsäure nachweisen. Sie zeigen sich anfänglich als lichte Punkte und Striche, nehmen aber später, enge aneinanderschließend, fast die ganze Breite der Scheidewände ein. Bei der Untersuchung eines zweiten Exemplares von *Citrus medica* fand ich etwas andere Verhältnisse. Es waren bei diesem größere Zäpfchen nur dort ausgebildet, wo mehrere Zellen zusammenstießen, während an den Zellgrenzen zwei unregelmäßige Reihen kleinerer Knötchen verliefen.

Nach der Untersuchung von *Citrus medica* wurde *Citrus vulgaris* in gleicher Weise betrachtet. Die Verhältnisse sind hier im wesentlichen die gleichen, zeigen aber im allgemeinen weniger Regelmäßigkeit. Die Krystallzellen entstehen auch bei dieser Art im Pallisadengewebe, respective Schwammparenchym (Fig. 13) und dringen in gleicher Weise in die Epidermis ein (Fig. 14). Zu bemerken ist nur, dass sie an der Blattoberseite sich sehr selten an der Bildung der Oberfläche betheiligen, dagegen häufiger von Epidermiszellen überdeckt sind, als dies bei *Citrus medica* der Fall ist. An der Unterseite des Blattes findet man bei beiden Arten die gleichen Verhältnisse. Die Verwachsung des Krystalles erfolgt insoferne anders, als sich dieser meist gleichzeitig mit beiden unteren Seitenflächen an den Cellulosewulst anlegt (Fig. 15). Dass auch hier eine Lücke erhalten bleibt, in welcher sich oft der Kern befindet, wurde bereits erwähnt. Kleine Unterschiede liegen endlich noch darin, dass die Krystallhülle meist dicker und daher leichter zu erkennen und dass die Streckung der Pallisadenzellen in der Regel viel geringer ist als bei *Citrus medica*.

Ein ähnliches Vordringen von subepidermal entstandenen Krystallzellen in die Epidermis wurde von Rothert (10) bei *Eichhornia speciosa* gefunden. Er gibt darüber folgendes an: »Was mir an den radial orientierten Krystallzellen des Chlorenchyms besonders merkwürdig erscheint, ist das häufig stattfindende Hineindringen in die Epidermis. Ihr oberes Ende zwängt sich nicht selten mehr oder weniger weit zwischen einige Epidermiszellen hinein, dieselben wie ein Keil in geringerer oder größerer Ausdehnung auseinanderdrängend; ja

im extremen Fall geht die Sache so weit, dass die Epidermiszellen vollkommen voneinander getrennt werden und die Krystallzelle mit breiter Endfläche direct an die Cuticula grenzt.« Eine genauere Untersuchung dieser Erscheinung wurde aber von Rothert nicht vorgenommen.

Fassen wir zum Schlusse unsere Ergebnisse noch kurz zusammen, so finden wir für beide untersuchten Arten:

1. Die Krystallzellen gehören ihrer Entstehung nach der obersten Schichte des Pallisadengewebes und der morphologisch untersten Lage des Schwammparenchyms an, sie sind subepidermalen Ursprungs. Die Krystalle sind schon frühzeitig von einer Cellulosehülle umgeben, welche später mit der sich verdickenden Zellmembran verschmilzt.

2. Die Krystallzellen dringen durch gleitendes Wachsthum in die Epidermis ein, indem sie die Wände der darüberliegenden Epidermiszellen spalten. Sie erreichen in vielen Fällen deren Außenwand, verdrängen daselbst die Celluloselamellen und legen ihre eigenen an deren Stelle an. Sie beeinflussen endlich die Ausbildung der Cuticularschichten derart, dass an Stelle einer Reihe größerer Zäpfchen eine unregelmäßige Menge kleinerer zur Ausbildung kommt.

Literatur -Verzeichnis.

1. M. Payen, Mém. sur les développements des végétaux. V. Concretions et incrustations minérales. Mém. prés. par divers savants à l'académie. Sc. math. et phys. Tome IX, p. 91, 1846.
2. Schacht, Über die gestielten Traubenkörper etc. Abhdlg. der Senckenberg. naturf. Gesellschaft. I, 1854/5, S. 149 bis 150.
3. E. Pfitzer, Über die Einlagerung von Kalkoxalatkrystallen in die pflanzliche Zellhaut. Flora, 1872, Nr. 8 und 9.
4. J. Wittlin, Über die Bildung von Kalkoxalat-Taschen. Bot. Centralblatt, Bd. LXVII, Nr. 4, 1896.
5. F. G. Kohl, Anat. physiol. Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. S. 79, 88, 90 bis 91. Marburg 1889.

6. H. Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1898/1899, S. 199 bis 200.
7. J. H. Wakker, Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. Pringsheims Jahrb. für wiss. Bot., Bd. XIX, 1888, Heft 4, S. 423 ff.
8. G. Haberlandt, Die Entwickelungsgeschichte des mechan. Gewebesystems der Pflanzen. Leipzig 1879, S. 47 ff. — Daraus auch die drei vorhergehenden Literaturangaben.
9. G. Krabbe, Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefäßpflanzen. Berlin 1886.
10. W. Rothert, Die Krystallzellen der Pontederiaceen. Botan. Zeitung, 58. Jahrgang, 1900, S. 91.